Труды Зоологического института РАН
Том 315, № 1, 2011, с. 75–84

УДК 577.472, 595.384 (268.45)

МОДЕЛЬ РОСТА МОЛОДИ КАМЧАТСКОГО КРАБА В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

А.Г. Дворецкий

Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра Российской академии наук, ул. Владимирская, 17, 183010 Мурманск, Россия; e-mail: vdvoretskiy@mmbi.info

РЕЗЮМЕ

На основе анализа размерных классов молоди камчатского краба, отобранной в летний период 2002–2010 гг. в губе Дальнезеленецкой (Восточный Мурман, Баренцево море), впервые рассчитаны параметры уравнения роста неполовозрелых особей. Их рост описывается уравнением Гомперца с константой роста, равной 0.630. Установлено, что размер возрастных групп 0, 1, 2, 3, 4 и 5 лет составляет 1.4, 10.7, 31.9, 57.0, 77.6 и 91.6 мм соответственно. Темпы роста молоди камчатского краба в исследованном районе были выше, чем в Бристольском заливе (Берингово море), но ниже, чем в районе о. Уналашка (Тихий океан), что объясняется различиями температурного режима сравниваемых районов.

Ключевые слова: Баренцево море, камчатский краб, рост молоди

GROWTH MODEL OF JUVENILE RED KING CRAB IN THE BARENTS SEA

A.G. Dvoretsky

Murmansk Marine Biological Institute of the Kola Science Centre of the Russian Academy of Sciences, Institution of the Russian Academy of Sciences, Vladimirskaya St. 17, 183010 Murmansk, Russia; e-mail: vdvoretskiy@mmbi.info

ABSTRACT

Parameters of the growth model in juvenile red king crabs were determined for the first time on the base of analysis size-at-age data obtained for the crabs collected in Dalnezelenetskaya Bay (Eastern Murman, Barents Sea) in the summer period, 2002–2010. Growth of immature individuals is described by the Gompertz equation with the intrinsic growth rate 0.630. Size of juvenile crabs (carapace width) at the age 0, 1, 2, 3, 4 and 5 years was estimated to be 1.4, 10.7, 31.9, 57.0, 77.6 and 91.6 mm, respectively. Growth rates in early juveniles in the area studied were higher than in Bristol Bay (Bering Sea) and lower than near Unalaska Island (Pacific ocean) due to differences in water temperature of these sites.

Key words: Barents Sea, red king crab, growth of juveniles

ВВЕДЕНИЕ

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) – чужеродный для Баренцева моря вид. В 1960-х годах он был интродуцирован с Дальнего Востока для пополнения ресурсов местного промысла (Orlov and Ivanov 1978). В середине 1990-х годов камчатский краб у побережья Мурмана сформировал независимую самовоспроизводящуюся популяцию (Кузьмин и Гудимова 2002). В 2003 г. здесь начался промысел *P. camtschaticus* (Соколов 2006; Соколов и Милютин 2008).

Высокая ценность камчатского краба обусловила интерес исследователей к его биологии в новом месте обитания, однако основное внимание уделялось половозрелым особям, поскольку подавляющая часть исследований по биологии краба

проводилась на относительно больших глубинах, где молодь встречается редко. Лишь недавно был проведен ряд работ по изучению особенностей распределения и экологии *P. camtschaticus* в прибрежье Баренцева моря (Переладов 2003; Соколов и Милютин 2006). Обнаружено, что численность молоди может быть очень высокой. В 2003 г. она была оценена в 55.1 млн. экз. (Соколов и Милютин 2006), в 2004 г. – 42.8 млн. экз., в 2005 г. – 28.0 млн экз., в 2007 г. – 162.9 млн. экз. (Соколов и Милютин 2007, 2008). Столь впечатляющие цифры наглядно подтверждают существующее мнение о том, что молодь камчатского краба в прибрежье Баренцева моря не только играет важную роль в пополнении популяции ценного объекта промысла, но и служит мощным фактором, влияющим на состояние местных донных биоценозов (см. обзор Britayev et al. 2010).

Попытки определить темп роста камчатского краба в Баренцевом море немногочисленны, и касаются они только относительно крупных особей (см. например, Пинчуков и Беренбойм 2003). До настоящего времени не разработано моделей роста молоди камчатского краба в этом регионе. Между тем подобные модели необходимы для изучения продукционных характеристик *P. camtschaticus*, а также прогнозирования уровня пополнения популяции. Для оценки адаптационных способностей вида к условиям среды также важно сравнить особенности роста камчатского краба Баренцева моря с теми, что наблюдаются в нативных частях его ареала. Исходя из этого, цель настоящей работы – вычисление параметров уравнения роста молоди камчатского краба в одном из прибрежных районов Баренцева моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили промеры ювенильных камчатских крабов, отловленных в губе Дальнезеленецкая Баренцева моря в летний период (июль–сентябрь) 2002–2010 гг. К неполовозрелым мы относили особей с шириной карапакса не более 100 мм (Соколов и Милютин 2006).

Отлов крабов осуществляли при помощи легководолазной техники с глубин 3–40 м. Анализ проводили на берегу в лаборатории сезонной биостанции Мурманского морского биологического института. Крабов измеряли штангенциркулем с точностью до 0.01 мм. Пол определяли по форме абдомена (Родин и др. 1979).

Соответствие соотношения полов теоретическому уровню 1:1 для каждого года исследований проверяли на основе критерия χ^2 (Лакин 1990). Сравнение размеров самок и самцов проводили при помощи однофакторного анализа рангов (тест Крускала-Уоллиса).

Для расчетов уравнения роста молоди камчатского краба в губе Дальнезеленецкая использовали следующие исходные данные. В качестве времени перехода личинок краба к бентосной стадии для каждого года исследования использовали условную дату 15 июня, исходя из того, что массовое оседание личинок *P. camtschaticus* в Баренцевом море наблюдается в июне (Матюшкин и др. 2000; Баканев 2003). Для каждого года исследования возраст крабов из выделенных групп (0, 1, 2, 3, 4 и 5 лет) определяли как продолжительность срока от начала оседания личинок до медианной даты сроков проведения работ (Loher et al. 2001). Например, в 2004 г. экспедиционные работы проводили с 30 июля по 23 августа, медианная дата соответствует 07.08.2004. Соответственно, возраст крабов группы 0+ составил 53.5 сут. (0.147 лет), группы 1+ – 418.5 сут. (1.147 лет) и т.д.

Определение возрастных групп камчатского краба осуществляли на основе модального анализа выборок, взятых в разные годы. Для вычисления средних размеров (ширина карапакса) в когортах использовали программу FiSAT (Gayanilo and Pauly 1997) с использованием метода NORMSEP, при котором число когорт задается заранее по итогам проведенного предварительного анализа (Loher et al. 2001).

Для описания кривой роста использовали уравнения роста Гомперца (1) и Берталанфи (2):

$$L_t = L_{\max} e^{-e^{-(k(t-t_0))}} \quad (1)$$

$$L_t = L_{\max}\left(1 - e^{-k(t-t_0)}\right) \quad (2)$$

где L_t – размер краба в момент времени t, L_{max} – гипотетическая величина максимального размера краба, k – константа роста, t_0 – константа. Подбор уравнений, описывающих кривые роста, осуществляли при помощи программы NCSS PASS-97.

Учитывая, что период исследований включал в себя как теплые, так и умеренные годы (Карсаков 2009; Matishov et al. 2009), был проведен

предварительный анализ кривых роста для каждого из таких периодов. Поскольку достоверных различий в темпах роста молоди крабов не установлено, данные, полученные за весь промежуток времени (2002–2010 гг.), были объединены в общую группу.

Для сравнения темпов роста молоди камчатского краба в губе Дальнезеленецкая с другими районами его обитания использовали метод парных сравнений на основе t-критерия Стьюдента. Средние значения представлены со стандартной ошибкой.

Поскольку зарубежные авторы в качестве величины размера краба используют длину карапакса (см. например, Loher et al. 2001; Hjelset et al. 2009), для сравнения мы привели полученные нами данные к этому показателю. Между шириной и длиной карапакса у камчатского краба существует линейная зависимость (Кузьмин и Гудимова 2002; Дворецкий и Дворецкий 2010а). Для молоди камчатского краба из губы Дальнезеленецкая мы использовали уравнение (3) для приведения рассчитанных значений ширины карапакса (ШК) к его длине (ДК) ($n = 856$, $R^2 = 0.9911$)

$$ДК = 0.9009\ ШК + 2.4142 \qquad (3)$$

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нами исследованы 856 ювенильных особей камчатского краба. Соотношение самцов и самок из водолазных сборов соответствовало теоретическому уровню 1:1, за исключением 2010 г., когда доля самцов превышала относительное количество самок (Табл. 1). Ширина карапакса крабов варьировала от 4.0 до 100.0 мм, составив в среднем 40.4±0.7 мм. Годовые вариации размеров молоди камчатского краба обобщены в Табл. 2. Для каждого из исследованных годов различия в размерах самцов и самок были недостоверны (Табл. 2), что позволило объединить их в одну группу для дальнейших расчетов.

Размерный состав молоди камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в 2002–2010 гг. представлен на рис. 1. При анализе массива данных получены шесть модальных классов, соответствующих возрасту 0–5 лет. Как правило, не все модальные классы встречались каждый год (Рис. 1). Тем не менее на основе расчетов средних размеров камчатского краба разного возраста, выполненных программой FiSAT, была получена 31 точка для построения кривой роста.

Рост молоди камчатского краба в губе Дальнезеленецкая лучше описывается уравнением

Таблица 1. Межгодовые вариации количества самок и самцов молоди камчатского краба (экз.) в уловах из губы Дальнезеленецкая (Баренцево море) и сравнение соотношения полов с теоретическим уровнем 1:1.

Table 1. Inter-annual variations of numbers (ind.) of juvenile female and male red king crabs collected in Dalnezelenetskaya Bay (Barents Sea) and comparison of their sex ratios with the theoretical level 1:1.

Год (Year)	Самки (Females)	Самцы (Males)	χ^2	p
2002	54	74	3.125	0.077
2003	45	37	0.78	0.377
2004	28	42	2.8	0.094
2005	93	93	0	1.000
2006	73	86	1.063	0.303
2007	50	60	0.909	0.34
2008	3	2	–	–
2009	20	19	0.026	0.873
2010	26	51	8.117	0.004

Примечание. χ^2 – значение критерия хи-квадрат, p – уровень достоверности различий.

Note. χ^2 – level of the chi-square parameter, p – probability level.

Таблица 2. Межгодовые вариации размеров (ширина карапакса, мм) самок и самцов молоди камчатского краба в губе Дальнезеленецкая и сравнение средних показателей у особей разного пола.

Table 2. Interannual variations (carapace width, mm) of sizes of juvenile female and male red king crabs in Dalnezelenetskaya Bay and comparison of the mean levels between sexes.

Год (Year)	Самки (Females)				Самцы (Males)				H	p
	Min	Max	X	SE	Min	Max	X	SE		
2002	12.4	75.0	55.1	1.5	9.6	80.0	54.3	1.5	0.109	0.741
2003	19.3	70.0	30.1	1.3	20.0	61.0	30.7	1.4	0.086	0.769
2004	10.5	82.1	48.5	3.7	9.1	90.9	52.2	3.2	0.665	0.415
2005	9.9	82.7	25.0	1.4	4.0	76.8	27.1	1.5	1.398	0.237
2006	7.9	77.7	35.9	1.7	13.1	84.5	36.0	1.6	0.118	0.731
2007	10.1	49.0	29.9	1.0	20.0	45.2	31.0	0.7	0.923	0.337
2008	40.2	66.5	49.0	8.8	13.8	37.0	25.4	11.6	3.000	0.083
2009	26.8	77.0	52.6	3.5	24.4	92.0	48.3	5.1	0.619	0.431
2010	31.0	99.5	68.0	3.4	24.9	100.0	73.0	2.6	2.356	0.125

Примечание. Min – минимум, Max – максимум, X – среднее, SE – стандартная ошибка, H – значение критерия хи-квадрат для теста Крускала-Уоллиса, p – уровень достоверности различий.

Note. Min – minimum, Max – maximum, X – mean, SE – standard error, H – level of the chi-square parameter for the Kruskall-Wallis test, p – probability level.

Гомперца. При попытке использовать уравнение Берталанфи были получены коэффициенты, не имеющие биологического смысла, поэтому данная модель была отвергнута, хотя коэффициент детерминации был достаточно высок (Табл. 3).

Таблица 3. Показатели уравнений роста молоди камчатского краба в губе Дальнезеленецкая.

Table 3. Characteristics of growth equations of juvenile red king crab in Dalnezelenetskaya Bay.

Показатель (Parameter)	Модель Гомперца (Gompertz model)	Модель Берталанфи (von Bertalanffy model)
L_{max}	110.5	666.5
K	0.630	0.034
t_0	2.347	0.454
R^2	0.995	0.983

Примечание. L_{max} – максимальная ширина карапакса (мм), K – константа роста, t_0 – константа, R^2 – коэффициент детерминации.

Note. L_{max} – maximum carapace width (mm), K – intrinsic growth rate, t_0 – constant, R^2 – coefficient of determination.

На основе уравнения Гомперца построена кривая роста (Рис. 2). Поскольку наши данные получены примерно для одного сезона года, мы не использовали более сложную модель, учитывающую сезонные осцилляции роста. Тем не менее расчетная модель хорошо описывает имеющиеся данные.

Мы провели сравнение полученных результатов с данными, опубликованными ранее для молоди камчатского краба из Тихого океана (Loher et al. 2001). Указанные авторы приводят рассчитанные согласно их модели роста размеры камчатского краба ранних возрастных групп (до 3 лет) с промежуточными значениями для Бристольского залива (побережье Аляски, Берингово море), о. Уналашка (арх. Алеутские о-ва, Тихий океан) и о. Кадьяк (географические названия по: Горская 1994). Значения длины карапакса молоди камчатского краба разного возраста в губе Дальнезеленецкая и трех районах нативного распространения *P. camtschaticus* представлены в Табл. 4.

Заметно, что рассчитанные значения длины карапакса камчатского краба из Баренцева моря отличались от тех, что были отмечены для Берингова моря. При парном сравнении полученных

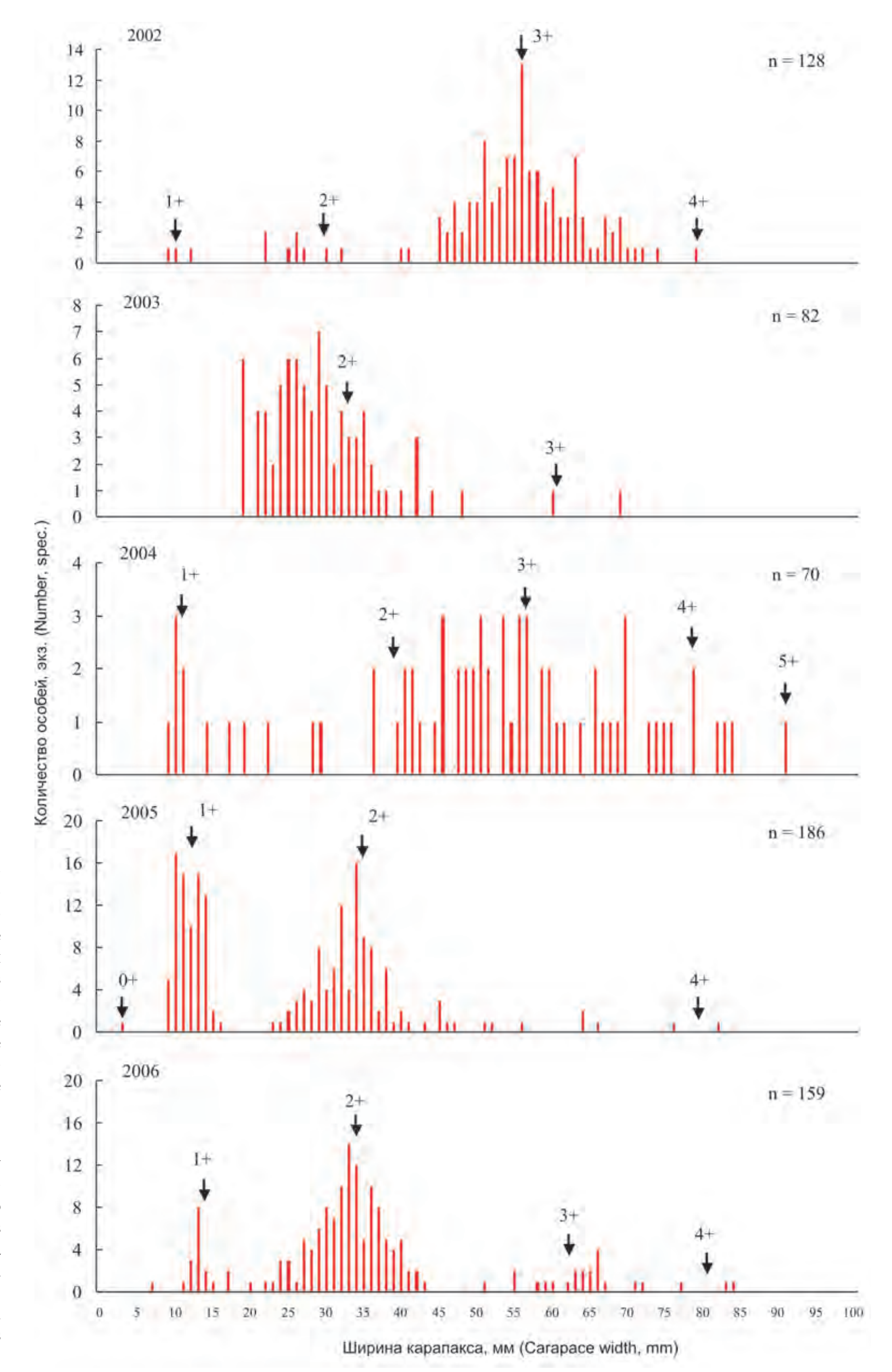


Рис. 1. Размерный состав молоди камчатского краба из водолазных уловов в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море) в летний период 2002–2006 гг. Возрастные группы, выделенные при помощи программы FiSAT на основе когортного анализа, показаны стрелками.

Fig. 1. Size frequency distribution of juvenile red king crab collected by divers in Dalnezelenetskaya Bay (Barents Sea) in summer 2002–2006. Age groups obtained by the cohort analysis indicated by arrows.

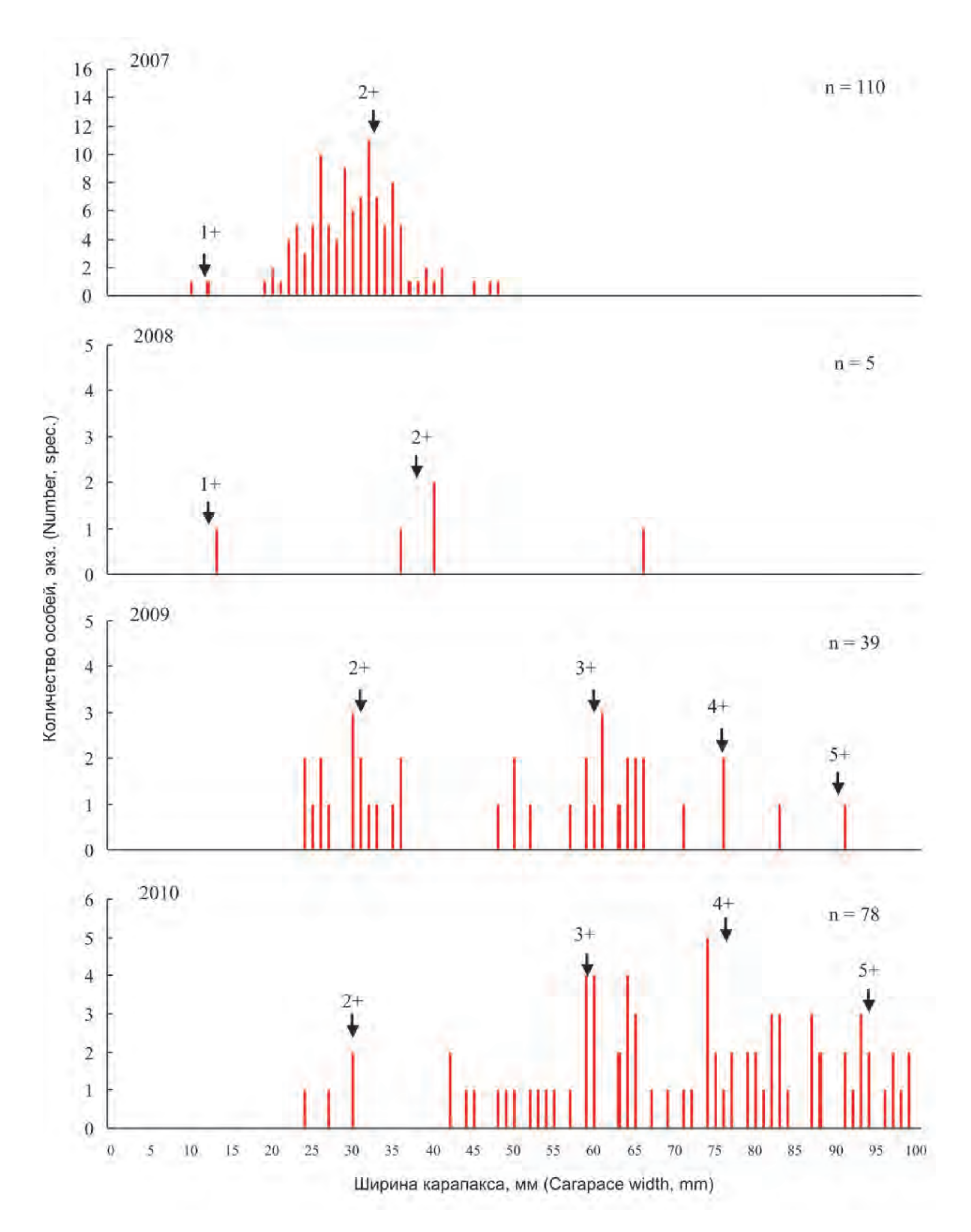

2007
n = 110
1+
2+
2008
n = 5
1+
2+
2009
n = 39
2+
3+
4+
5+
2010
n = 78
2+
3+
4+
5+
Количество особей, экз. (Number, spec.)
Ширина карапакса, мм (Carapace width, mm)

Таблица 4. Размеры молоди камчатского краба разного возраста, рассчитанные по уравнениям роста, полученным для разных районов Баренцева и Берингова морей.

Table 4. Size of juvenile red king crabs at different age calculated from the growth equations obtained for different areas in the Barents and Bering seas.

Возраст, лет (Age, year)	Губа Дальнезеленецкая (Dalnezelenetskaya Bay)		Бристольский залив (Bristol Bay)	О. Уналашка (Unalaska Island)	О. Кадьяк (Kodiak Island)
	ШК (CW)	ДК (CL)	ДК (CL)	ДК (CL)	ДК (CL)
0	1.4	3.7	3.1	3.6	2.7
0.9	9.2	10.7	7	14.5	9.9
1	10.7	12.1	8.5	16.4	11.7
1.9	29.4	28.9	19.5	34.5	38
2	31.9	31.1	22.7	37.6	42.2
2.9	54.6	51.6	41.9	62.7	–
3	57.0	53.7	46.7	66.4	–
4	77.6	72.4	–	–	–
5	91.6	84.9	–	–	–

Примечание. ШК – ширина карапакса (мм), ДК – длина карапакса (мм).

Note. CW – carapace width (mm), CL – carapace length (mm).

нами показателей с аналогичными данными из Бристольского залива, обнаружены достоверные различия ($t = 4.505$, $p = 0.004$), указывающие на то, что особи из губы Дальнезеленецкая достигали более крупных размеров. Достоверно различаются наши данные и при сопоставлении с аналогичными результатами из района о-ва Уналашка ($t = -3.867$, $p = 0.009$), однако в этом случае скорость роста камчатского краба из Баренцева моря была ниже, чем у берегов Северной Америки.

ОБСУЖДЕНИЕ

В губе Дальнезеленецкая самцы и самки встречались примерно в равной пропорции. Такой результат вполне ожидаем, поскольку различия в миграционном поведении *P. camtschaticus*, которые и ведут к неравномерной встречаемости особей разного пола, начинают проявляться только у половозрелых крабов (Кузьмин и Гудимова 2002). Преобладание самцов в уловах 2010 г. следует признать случайным.

Размеры неполовозрелых самцов и самок камчатского краба в прибрежье Баренцева моря сходны. Это вполне закономерно, так их темпы роста у этого вида начинают различаться только при наступлении половой зрелости (Webber 1967; Dew 1990).

Размерный состав молоди камчатского краба в губе Дальнезеленецкая, (объединенные данные за 9 лет) имеет вид полимодальной гистограммы, что довольно часто отмечается в прибрежье Баренцева моря (Соколов и Милютин 2006, 2007). Аналогичная гистограмма отмечена нами и в другом районе Восточного Мурмана – губе Долгая (Дворецкий и Дворецкий 2010б). Анализ подобных размерных рядов и их изменчивости во времени позволяет грубо определять годовой прирост молоди камчат-

Рис. 1 (продолжение). Размерный состав молоди камчатского краба из водолазных уловов в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море) в летний период 2007–2010 гг. Возрастные группы, выделенные при помощи программы FiSAT на основе когортного анализа, показаны стрелками.

Fig. 1 (continued). Size frequency distribution of juvenile red king crab collected by divers in Dalnezelenetskaya Bay (Barents Sea) in summer 2007–2010. Age groups obtained by the cohort analysis indicated by arrows.

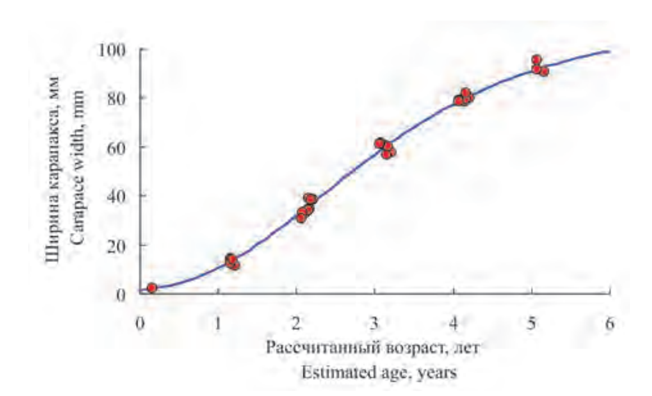


Рис. 2. Кривая роста молоди камчатского краба в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море).

Fig. 2. Growth curve for juvenile red king crabs from Dalnezelenetskaya Bay (Barents Sea).

ского краба, который для ранних возрастных групп составляет обычно 20 мм по ширине карапакса (Дворецкий и Дворецкий 2010а). Однако подобные оценки зачастую могут вести к неправильному определению возраста более поздних возрастных групп за счет перекрывания размерных спектров разных возрастных когорт.

Рост молоди *P. camtschaticus* в Баренцевом море более адекватно описывается уравнением Гомперца по сравнению с уравнением Берталанфи. Такой же результат был получен для ювенильных особей этого вида из Берингова моря (Loher et al. 2001). Модель Берталанфи обычно применяется для аппроксимации данных по росту ракообразных, чей возраст редко превышает 3 года (Xu and Mohammed 1996; Marques et al. 2003; Lee et al. 2006; Rossetti et al. 2006), в то время как модель Гомперца чаще используется для описания роста долгоживущих видов (Yamaguchi 1975; Poltermann 2000; Loher et al. 2001).

Молодь камчатского краба из Дальнезеленецкой губы в возрасте 1 года достигает ширины карапакса 10.7 мм. Это хорошо согласуется с данными других исследователей. В Варангер-фьорде (Западный Мурман) ширина карапакса ювенильных особей составляла 10–25 мм (Переладов 2003). Подобный размах может объясняться различиями в температурном режиме прибрежных акваторий Кольского п-ова. Параметры модели роста молоди позволяют более адекватно оценивать возраст особей по их размерам. Например, при расчетах годового прироста камчатского краба Пинчуков и Беренбойм (2003) относили особей с шириной карапакса 70–90 мм к группе 7-летних особей. По нашим данным их возраст должен составлять 4–5 лет. Это говорит о том, что даже с учетом гидрологических различий в районах сбора материалов ошибка в конечных расчетах может быть довольно существенной.

Полученная нами модель роста молоди камчатского краба – первое подобное уравнение для *P. camtschaticus* из Баренцева моря, поэтому мы не можем сравнить особенности роста особей из губы Дальнезеленецкая с другими районами моря. Однако есть данные о встречаемости молоди камчатского краба разных размеров по всему прибрежью Баренцева моря. В работе Соколова и Милютина (2007) для 2003–2007 гг. приводятся сведения о модальных размерах молоди. Первые шесть модальных классов (предположительно возраст 0–5 лет) были следующие: 2.7–3.1 мм, 10 мм, 25–30 мм, 45–50 мм, 65–80 мм, 80–100 мм. Эти цифры в целом согласуются с полученными в нашей работе результатами. Также имеются литературные данные по росту молоди камчатского краба из Тихого океана (Виноградов 1941; Левин 2001; Кузьмин и Гудимова 2002; Loher et al. 2001). Для адекватного сравнения желательно применять один и тот же метод расчета, именно поэтому для статистического анализа мы использовали результаты, опубликованные в работе (Loher et al. 2001).

Темпы роста краба в Баренцевом море превышают те, что были отмечены для Бристольского залива, но ниже темпов роста молоди у о. Уналашка. Выявленные различия, несомненно, связаны с различиями в гидрологическом режиме упомянутых районов ареала. Известно, что температура воды в губе Дальнезеленецкая минимальна в феврале (1.3 °С). В марте она начинает возрастать и к июню достигает значения 3 °С. В августе температура достигает 9.0 °С, и сентябре наблюдается максимум температуры (9.7 °С), после чего происходит снижение температуры воды до 4.6 °С в начале декабря. Губа замерзает только в очень суровые зимы, обычно же здесь образуется лишь небольшой береговой припай (Бардан и др. 1989). В Бристольском заливе в июне температура варьирует от 0.7 до 5.2°С, охлаждение воды происходит за счет позднего таяния снега (Azumaya and Ohtan 1995). У берегов о. Уналашка температуры воды выше (Loher et al. 2001), из-за чего рост молоди краба идет более высокими темпами, чем в Бристольском заливе и губе Дальнезеленецкая. Влияние

температуры среды на рост ракообразных известно давно (Hartnoll 1982). Частота линек камчатского краба непосредственно зависит от данного фактора. Ее снижение ведет к уменьшению числа линек у молоди и, соответственно, к меньшим размерам особей, которых выращивали при более низкой температуре воды (Stevens 1990).

Если визуально сравнить наши результаты с теми, что были получены другими авторами, для определения возраста крабов, то можно заметить, что темп роста молоди камчатского краба в Баренцевом море сопоставим с тем, что отмечался в водах о. Хоккайдо, где размеры крабов 1–5-летнего возраста составили 8.2, 24.0, 50.3, 71.6, 85.2 мм по длине карапакса (Kurata 1961). Причины сходства темпов роста молоди краба могут объясняться близкими температурными условиями. Подчеркнем, однако, что автор использовал несколько иную методику определения возраста, что могло оказать влияние на результаты расчетов, как это было установлено для бристольской популяции камчатского краба (Weber 1967; Loher et al. 2001).

Полученная нами модель роста может быть применена и для других районов Баренцева моря. Можно предположить, что константа роста, a, следовательно, и общая скорость роста молоди камчатского краба, обитающего западнее Кольского залива (Западный Мурман и норвежская часть Баренцева моря), будут выше, чем в исследованном нами районе из-за более высокой температуры воды (Бойцов 2003).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит С.А. Кузьмина (Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН) за помощь в проведении полевых исследований и предоставление данных по биологии краба в 2002 и 2003 гг. Неоценимую помощь в организации экспедиционных работ оказали П.Р. Макаревич (ММБИ КНЦ РАН) и Т.А. Бритаев (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, г. Москва). Благодарю В.Г. Дворецкого (ММБИ КНЦ РАН) за помощь в обработке данных. Выражаю признательность двум рецензентам за ценные указания, позволившие улучшить качество статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Баканев С.В. 2003. Личинки камчатского краба в прибрежных районах и крупных заливах Мурмана. В кн.: Б.И. Беренбойм и др. (Ред.). Камчатский краб в Баренцевом море. ПИНРО, Мурманск: 122–133.

Бардан С.И., Дружков Н.В., Бобров Ю.А. и Байтаз В.А. 1989. Комплексный экологический мониторинг в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море): зимне-весенний период 1987–1988 г. Препринт. КНЦ АН ССР, Апатиты, 44 с.

Бойцов В.Д. 2003. Гидрометеорологический режим районов обитания камчатского краба. В кн.: Б.И. Беренбойм и др. (Ред.). Камчатский краб в Баренцевом море. ПИНРО, Мурманск: 40–59.

Виноградов Л.Г. 1941. Камчатский краб. ТИНРО, Владивосток, 94 с.

Горская М.В. 1994. Англо-русский и русско-английский словарь географических названий. 2-е изд., стереотипное. Русский язык, Москва, 272 с.

Дворецкий А.Г. и Дворецкий В.Г. 2010а. Динамика популяционных показателей камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в губе Дальнезеленецкая Баренцева моря в 2002–2008 гг. *Вопросы рыболовства*, **11**: 100–111.

Дворецкий А.Г. и Дворецкий В.Г. 2010б. Исследования биологии камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в губе Долгой (Баренцево море). *Известия ТИНРО*, **160**: 44–56.

Карсаков А.Л. 2009. Океанографические исследования на разрезе «Кольский меридиан» в Баренцевом море за период 1900–2008 гг. ПИНРО, Мурманск, 139 с.

Кузьмин С.А. и Гудимова Е.Н. 2002. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. КНЦ РАН, Апатиты, 236 с.

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия: Учебное пособие для биологических специальностей вузов. 4-е изд. перераб. и доп. Высшая школа, Москва, 352 с.

Левин В.С. 2001. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство. Ижица, Санкт-Петербург, 198 с.

Матюшкин В.Б., Сенников А.М. и Ушакова М.В. 2000. Результаты исследований и экспериментального вылова камчатского краба в фьордовых и прибрежных водах Западного Мурмана в 1999 г. Сборник научных трудов конференции «Виды-вселенцы в европейских морях России». КНЦ РАН, Апатиты: 234–249.

Переладов М.В. 2003. Особенности распределения и поведения камчатского краба на прибрежных мелководьях Баренцева моря. В кн.: Б.И. Беренбойм и др. (Ред.). Камчатский краб в Баренцевом море. ПИНРО, Мурманск: 152–170.

Пинчуков М.А. и Беренбойм Б.И. 2003. Линька и рост камчатского краба в Баренцевом море. В кн.: Б.И. Беренбойм и др. (Ред.). Камчатский краб в Баренцевом море. ПИНРО, Мурманск: 100–106.

Родин В.Е., Слизкин А.Г., Мясоедов В.И., Барсуков В.Н., Мирошников В.В., Згуровский К.А., Канарская О.А. и Федосеев В.Я. 1979. Руководство по

изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей. ТИНРО, Владивосток, 60 с.

Соколов В.И. 2006. Состояние запасов камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в российской части Баренцева моря по результатам ловушечных съемок. Тезисы докладов VII Всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова). ВНИРО, Москва, 129–132.

Соколов В.И. и Милютин Д.М. 2006. Распределение, численность и размерный состав камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в верхней сублиторали Кольского полуострова Баренцева моря в летний период. *Зоологический журнал*, **85**: 158–170.

Соколов В.И. и Милютин Д.М. 2007. Динамика численности и особенности распределения камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря. *Труды ВНИРО*, **147**: 158–172.

Соколов В.И. и Милютин Д.М. 2008. Современное состояние популяции камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*, Decapoda, Lithodidae) в Баренцевом море. *Зоологический журнал*, **87**: 141–155.

Azumaya T. and Ohtani K. 1995. Effect of winter meteorological conditions on the formation of the cold bottom water in the eastern Bering Sea Shelf. *Journal of Oceanography*, **51**: 665–680.

Britayev T.A., Rzhavsky A.V., Pavlova L.V. and Dvoretskij A.G. 2010. Studies on impact of the alien red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) on the shallow water benthic communities of the Barents Sea. *Journal of Applied Ichthyology*, **26**: 66–73.

Dew C.B. 1990. Behavioral ecology of podding red king crab, *Paralithodes camtschatica*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **47**: 1944–1958.

Gayanilo F.C. and Pauly D.E. 1997. FAO-ICLARM stock assessment tools (FiSAT): reference manual. FAO Computerized Information Series (Fisheries) 8. FAO, Rome, 262 p.

Hartnoll R.G. 1982. Growth. In: L.B. Ebele (Ed.). The biology of Crustacea, volume 2: embryology, morphology, and genetics. Academic Press, New York: 111–196.

Hjelset A.M., Sundet J.H. and Nilssen E.M. 2009. Size at sexual maturity in the female red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in a newly settled population in the Barents Sea, Norway. *Journal of Northwestern Atlantic Fisheries Sciences*, **41**: 173–182.

Kurata H. 1961. On the age and growth of king crab *Paralithodes camtschatica*. Hokkaido Prefectural Fish, Experimental station, Monthly report, **18**(1): 10–22.

Lee J.T., Coleman R.A. and Jones M.B. 2006. Population dynamics and growth of juveniles of the velvet swimming crab *Necora puber* (Decapoda: Portunidae). *Marine Biology*, **148**: 609–619.

Loher T., Armstrong D.A. and Stevens B.G. 2001. Growth of juvenile red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in Bristol Bay (Alaska) elucidated from field sampling and analysis of trawl-survey data. *Fishery Bulletin*, **99**: 572–587.

Marques J.C., Goncalves S.C., Pardal M.A., Chelazzi L., Colombini I., Fallaci M., Bouslama M.F., El Gtari M., Charfi-Cheikhrouha F. and Scapini F. 2003. Comparison of *Talitrus saltator* (Amphipoda, Talitridae) biology, dynamics, and secondary production in Atlantic (Portugal) and Mediterranean (Italy and Tunisia) populations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **58S**: 127–148.

Matishov G.G., Matishov D.G. and Moiseev D.V. 2009. Inflow of Atlantic-origin waters to the Barents Sea along glacial troughs. *Oceanologia*, **51**: 321–340.

Orlov Yu.I. and Ivanov B.G. 1978. On the introduction of the Kamchatka king crab *Paralithodes camtschatica* (Decapoda: Anomura: Lithodidae) into the Barents Sea. *Marine Biology*, **48**: 373–375.

Poltermann M. 2000. Growth, production and productivity of the Arctic sympagic amphipod *Gammarus wilkitzkii*. *Marine Ecology Progress Series*, **193**: 109–116.

Rossetti I., Sartor P., Francesconi B., Mori M. and Belcari P. 2006. Biological aspects of *Medorippe lanata* (Linnaeus, 1767) (Brachyura: Dorippidae) from the eastern Ligurian Sea (western Mediterranean). *Hydrobiologia*, **557**: 21–29.

Stevens B.G. 1990. Temperature-dependent growth of juvenile red king crab (*Paralithodes camtschatica*) and its effect on size-atage and subsequent recruitment in the eastern Bering Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **47**: 1307–1317.

Weber D.D. 1967. Growth of the immature king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). *Bulletin of the International North Pacific Fisheries Commission*, **21**: 21–53.

Xu X. and Mohammed H.M.A. 1996. An alternative approach to estimating growth parameters from length-frequency data, with application to green tiger prawns. *Fishery Bulletin*, **94**: 145–155.

Yamaguchi M. 1975. Estimating growth parameters from growth rate data: problems with marine sedentary invertebrates. *Oecologia*, **20**: 321–332.

Представлена 8 ноября 2010; принята 25 января 2011.